

Portland State University

PDXScholar

---

Biology Faculty Publications and Presentations

Biology

---

12-2022

# Riqueza, abundancia relativa y actividad de los mamíferos de una reserva en restauración en Costa Rica

Pablo Pacheco

*Universidad Técnica Nacional*

Lucia López

*Universidad Técnica Nacional*

Alison Vega Cambronero

*Universidad Técnica Nacional*

José Manuel Mora

*Portland State University*

Follow this and additional works at: [https://pdxscholar.library.pdx.edu/bio\\_fac](https://pdxscholar.library.pdx.edu/bio_fac)



Part of the [Biology Commons](#)

Let us know how access to this document benefits you.

---

## Citation Details

Pacheco, P. M., Cambronero, A. V., López, L. I., & Mora, J. M. (2022). Riqueza, abundancia relativa y actividad de los mamíferos de una reserva en restauración en Costa Rica. *UNED Research Journal*, 14(2), e4210-e4210.

This Article is brought to you for free and open access. It has been accepted for inclusion in Biology Faculty Publications and Presentations by an authorized administrator of PDXScholar. Please contact us if we can make this document more accessible: [pdxscholar@pdx.edu](mailto:pdxscholar@pdx.edu).

## Riqueza, abundancia relativa y actividad de los mamíferos de una reserva en restauración en Costa Rica

Pablo Marín Pacheco<sup>1</sup> , Alison Vega Cambroner<sup>1</sup> , Lucía I. López<sup>2</sup>  & José Manuel Mora<sup>3,4</sup> 

1. Universidad Técnica Nacional, Ingeniería Forestal y Vida Silvestre, Sede Central, Atenas, Costa Rica. pablomarin95@hotmail.com; alisonvm17@gmail.com
2. Universidad Técnica Nacional, Unidad de Ciencias Básicas y Carrera de Tecnología de Alimentos, Sede Atenas, Atenas, Costa Rica. luciaisa2@gmail.com
3. Universidad Técnica Nacional, Carrera de Gestión Ecoturística, Sede Central, Atenas, Costa Rica. josemora07@gmail.com
4. Portland State University, Department of Biology and Museum of Vertebrate Biology, Portland, Oregon 97207, USA.

Recibido 11-V-2022 × Corregido 3-VIII-2022 × Aceptado 22-VIII-2022

DOI: <https://doi.org/10.22458/urj.v14i2.4210>

**ABSTRACT.** “Richness, relative abundance and activity of medium and large mammals of a reserve under restoration in Costa Rica”. **Introduction:** Private protected areas are a valuable complement to national systems of protected areas. The Sierra Zapote Reserve in Abangares, Costa Rica, established in 2000, protects 70 ha of advanced secondary forest, regenerating secondary forest and primary riparian forest. It is expected to favor faunal communities, like medium and large mammals, which are among the species most threatened by habitat loss and fragmentation; nevertheless, there is a lack of recent faunal assessments at Sierra Zapote. **Objective:** To assess the richness, relative abundance and activity patterns of these mammals in the reserve. **Methods:** From May 2020 to July 2021, we kept five camera-traps at strategic sites and programmed them to be active 24 hours a day (0,3 seconds between shots). We checked the cameras every one or two months and also extracted temperature and moon phase data. **Results:** We obtained 758 independent records of mammals with a 2 135-day photo-trapping effort. The most abundant species were *Nasua narica* (relative abundance index RAI = 14,6, N= 312) and *Didelphis marsupialis* (RAI = 6,1, N= 130). The least abundant were *Herpailurus yagouaroundi* and *Procyon lotor* (RAI = 0,05, N= 1). Most species are nocturnal and only the peccary (*Pecari tajacu*), the coati (*Nasua narica*) and the agouti (*Dasyprocta punctata*) have mostly diurnal activity. The puma (*Puma concolor*) occurs at the reserve. **Conclusion:** The activity patterns were as expected; for the reserve size, a richness of 19 species is comparatively high. The presence of the puma, an indicator of good ecosystem health, hints at the importance of the reserve’s restoration process.

**Keywords:** Abangares, diurnal activity, game species, nocturnal activity, Sierra Zapote Reserve.

**RESUMEN. Introducción:** Las áreas protegidas privadas son un complemento valioso para los sistemas nacionales de áreas protegidas. La Reserva Sierra Zapote en Abangares, Costa Rica, establecida en 2000, protege 70 ha de bosque secundario avanzado, bosque secundario en regeneración y bosque ribereño primario. Se espera que favorezca a las comunidades faunísticas, como los mamíferos medianos y grandes, que se encuentran entre las especies más amenazadas por la pérdida y fragmentación del hábitat; actualmente existe la necesidad de evaluaciones faunísticas en Sierra Zapote. **Objetivo:** Evaluar la riqueza, abundancia relativa y patrones de actividad de estos mamíferos en la reserva. **Métodos:** De mayo de 2020 a julio de 2021, mantuvimos cinco cámaras trampa en sitios estratégicos y las programamos para que estuvieran activas las 24 horas del día (0,3 segundos entre disparos). Revisamos las cámaras cada 1-2 meses y también extrajimos datos de temperatura y fase lunar. **Resultados:** Obtuvimos 758 registros independientes de mamíferos con un esfuerzo de fototrampeo de 2 135 días. Las especies más abundantes fueron *Nasua narica* (índice de abundancia relativa RAI = 14,6, N= 312) y *Didelphis marsupialis* (RAI = 6,1, N= 130). Los menos abundantes fueron *Herpailurus yagouaroundi* y *Procyon lotor* (RAI = 0,05, N= 1). La mayoría de las especies son nocturnas y solo el saíno (*Pecari tajacu*), el pizote (*Nasua narica*) y la guatusa (*Dasyprocta punctata*) tienen actividad mayoritariamente diurna. El puma (*Puma concolor*) también habita en la reserva. **Conclusión:** Los patrones de actividad fueron los esperados; para el tamaño de la reserva, una riqueza de 19 especies es comparativamente alta. La presencia del puma, indicador de buena salud del ecosistema, deja entrever la importancia del proceso de restauración de la reserva.

**Palabras clave:** Abangares, actividad diurna, actividad nocturna, especies cinegéticas, Reserva Sierra Zapote.

La pérdida de hábitat y la fragmentación constituyen dos de las principales amenazas a la biodiversidad (Wilkinson et al., 2018; Horváth et al., 2019). Estos procesos han provocado la pérdida de bosques prístinos, incluidas grandes áreas de los bosques tropicales de la región centroamericana (Hoang & Kanemoto, 2021). La pérdida de un 90% de la extensión de un hábitat particular implica que también cerca del 50% de las especies desaparezcan (García, 2002). El cantón de Abangares, Guanacaste, en el noroeste de Costa Rica ha sufrido pérdida de sus hábitats naturales debido a cambios en el uso de la tierra a causa de la expansión agrícola (Sierra et al., 2016).

La mayoría de los esfuerzos de conservación de la biodiversidad se centralizan en los sistemas nacionales de áreas silvestres protegidas (Pimm et al., 2018). No obstante, en la mayoría de los casos, las áreas protegidas estatales no son suficientes para contener un alto porcentaje de la biodiversidad a nivel local ni a nivel global (Pringle, 2017). Por ejemplo, la mayoría de las áreas no tienen el tamaño suficiente para contener poblaciones viables de mamíferos, lo que obedece a principios e hipótesis ecológicas básicas (Chase et al., 2020). Además, por lo general estas áreas protegidas se encuentran aisladas y son susceptibles a presiones de origen antrópico (Jones et al., 2018). Ante este panorama, las reservas naturales privadas surgen como herramienta complementaria a los esfuerzos gubernamentales y son de valioso aporte para la conservación de la biodiversidad (Cruz-Bazán et al., 2017). Estas iniciativas privadas y voluntarias protegen remanentes boscosos y en algunos casos forman parte de corredores biológicos que aportan conectividad ecológica (Cruz-Bazán et al., 2017). Bajo este principio la Reserva Sierra Zapote (RSZ) fue establecida con el objetivo de permitir la restauración ecológica natural, un proceso que comenzó en el año 2000 (Marín et al., 2021). En la actualidad la reserva protege 70ha de bosque secundario avanzado, bosque secundario en regeneración y bosque primario de galería (Marín et al., 2021).

Los mamíferos son un grupo de vertebrados que cumplen papeles ecológicos primordiales para el equilibrio y funcionamiento de los ecosistemas (Lacher Jr. et al., 2019). Estos animales contribuyen con la dispersión y depredación de semillas, la polinización de flores, la regulación de plagas y contribuyen con el ciclo de nutrientes en el ecosistema (Lacher Jr. et al., 2019). Algunos mamíferos son los depredadores más altos de las pirámides tróficas de varios ecosistemas del mundo y muchos tienen papeles ecológicos fundamentales en la dinámica de los suelos (Beca et al., 2022). Debido a los factores anteriores, así como sus requerimientos específicos de subsistencia, los mamíferos son bioindicadores del estado de sanidad del bosque (Serna-Lagunes et al., 2019). La ausencia o presencia de ciertas especies son indicativas del estado de conservación del ecosistema (Caro, 2003).

Los mamíferos medianos y grandes (llamados simplemente mamíferos en el resto del artículo) son grupos de especies que están entre los más amenazados por la pérdida y fragmentación del hábitat, debido a sus requerimientos de espacio, alimentación y refugio (de la Torre et al., 2012). Por este motivo los mamíferos requieren de grandes esfuerzos de conservación para mantener poblaciones viables (Ceballos et al., 2005). En este proceso es trascendental recuperar áreas deforestadas mediante estrategias de restauración ecológica (Haddad et al., 2015). Además, se requiere de conectividad entre los remanentes boscosos, protegidos o no, donde habitan los mamíferos para aumentar la dispersión y el flujo genético entre las especies (García, 2002). Desarrollamos este trabajo para conocer la riqueza y la abundancia relativa de estos mamíferos en la restauración vegetal de la Reserva Sierra Zapote en Costa Rica.

## MATERIALES Y MÉTODOS

**Sitio de estudio:** La Reserva Sierra Zapote está ubicada en el distrito de las Juntas del cantón de Abangares, Guanacaste, en el Bosque Húmedo Tropical de bajura del noroeste de Costa Rica (10°19'0.4"N, 84°59'21"W y 10°18'58"N, 84°59'8.9"W; Fig. 1.). El sitio se compone de 70ha de bosque secundario, bosque primario de galería y bosque en regeneración. Contiguo a la reserva prevalecen agropaisajes de pastos y fragmentos de bosque secundario (Marín et al., 2021).

El área ocupada por la reserva fue destinada para fines ganaderos hasta 1985 cuando fueron establecidos cultivos maderables con la siembra de teca (*Tectona grandis* Linn. F), melina (*Gmelina arborea* Roxb.) y pochote (*Pachira quinata* (Jacq.) W.S. Alverson). En el 2000 la propiedad fue dedicada a la protección de la naturaleza y se permitió que de ahí en adelante se diera la regeneración natural y asistida (Marín et al., 2021).

Se encuentra dentro del Bosque Húmedo Tropical (bh-T) según la clasificación del sistema de zonas de vida de Holdridge (Holdridge, 1967). Esta reserva tiene un ámbito altitudinal entre los 260 y los 350msnm (Ortiz-Malavasi, 2014). La precipitación promedio anual es de 2 500mm con cinco meses secos al año y una temperatura promedio de 22°C (Ortiz-Malavasi, 2014).

**Métodos:** El estudio lo ejecutamos desde mayo de 2020 hasta julio de 2021. Colocamos cinco cámaras trampa (dos Bushnell, dos Browning y una Alpha cam) a distancias variables (Fig. 1). La idea fue colocar las trampas en sitios estratégicos donde previamente visualizamos rastros de mamíferos como huellas, excretas, restos óseos y senderos entre otros (Fig. 1) según la metodología de estudios similares (e.g. Cruz-Jácome et al., 2015). Programamos las cámaras para que estuvieran activas durante las 24 horas del día y con un intervalo de 0,3 segundos entre cada disparo. Para cada fotografía o video registramos la fecha, hora, temperatura en °C y la fase lunar. Seleccionamos el uso de cámaras trampa por ser una herramienta no invasiva y eficaz para registrar mamíferos de difícil detección o esquivos ante la presencia humana (Maffei et al., 2002; Monroy-Vilchis et al., 2009).

Revisamos las cámaras una vez cada uno o dos meses para recolectar los datos desde la memoria del dispositivo. Utilizamos el producto Obsession de Calvin Klein como atrayente dado que existe evidencia de ser un método útil para obtener más y mejores fotografías de los individuos (Mills et al. 2019).

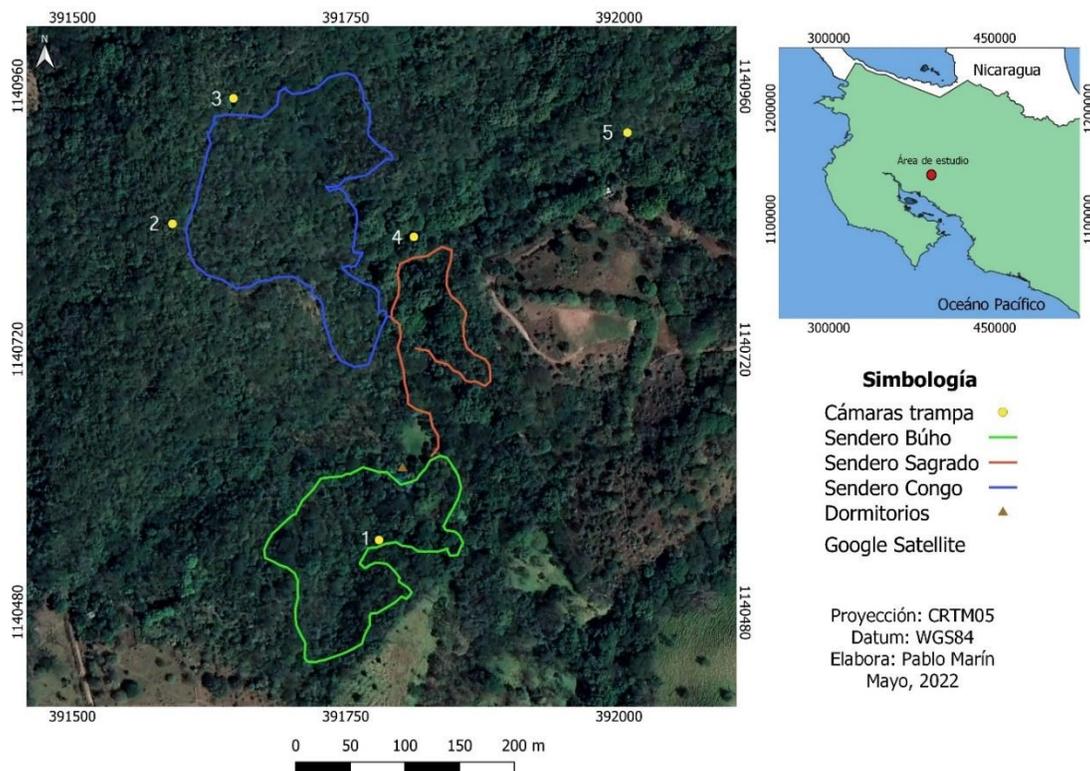


Fig. 1. Área de estudio en el noroeste de Costa Rica y ubicación de cinco cámaras trampa (puntos amarillos) en los senderos (líneas de colores) de la Reserva Sierra Zapote, Abangares, Guanacaste.

**Análisis de datos.** Para estimar la riqueza específica de estos mamíferos en la reserva consideramos únicamente las especies claramente identificadas. La riqueza de mamíferos es la suma del total de especies registradas en la reserva (Moreno, 2001). Evaluamos la diversidad de los mamíferos de la reserva mediante el índice de diversidad de Shannon-Wiener ( $H'$ ), para comparación con estudios similares en Costa Rica, el índice de dominancia de Berger-Parker y el estimador Chao-1 (Magurran, 1988). El índice de Berger-Parker describe sintéticamente la distribución de la abundancia de las especies de comunidades perturbadas (Caruso et al., 2007) y el índice de Chao indica el número de especies esperadas en el sitio basado en la abundancia de las especies detectadas (Magurran, 1988).

Determinamos la abundancia relativa con el número de registros fotográficos independientes (Monroy-Vilchis et al., 2011). Se consideran registros independientes a) fotografías consecutivas de diferentes individuos, b) fotografías consecutivas de individuos de la misma especie separados por un lapso de 24 horas, c) las fotografías no consecutivas de individuos de la misma especie (Monroy-Vilchis et al., 2011; Hernández et al., 2018). Para obtener el índice de abundancia relativa (IAR) de cada especie utilizamos la ecuación:  $IAR = (R / EM \times 100)$ , donde R= son los registros independientes, EM = es la intensidad de muestreo (número de cámaras/ días de muestreo) y 100 son días trampa como factor de corrección estándar para comparación con estudios similares (Monroy-Vilchis et al., 2011; Cusack et al., 2015).

Analizamos el patrón de actividad de los mamíferos de la reserva según las horas en que cada especie estuvo activa. Establecimos cuatro categorías de horario: diurno (0700-1659h), nocturno (1900-0459h), crepuscular matutino (0500-0659h) y crepuscular vespertino (1700-1859h) (Lira-Torres & Briones-Salas, 2012). Los horarios fueron clasificados por el programa Sun Times versión 7.1 (Kay & Du Croz, 2008). Clasificamos las especies como a) diurnas: cuando el 90% o más

de sus registros fueron durante el día; b) mayormente diurnas: cuando de 70% a 89% de sus registros fueron durante el día; c) nocturnas: cuando el 90% o más de sus registros fueron durante la noche; d) mayormente nocturnas: cuando de 70% a 89% de sus registros fueron durante la noche; e) crepusculares: cuando 50% o más de sus registros fueron durante el periodo crepúsculo; y f) catemerales: sus registros fueron durante el día y la noche (Tattersall, 2006).

Para la evaluación de la actividad de los mamíferos según el ciclo lunar tomamos en cuenta a las especies categorizadas como nocturnas y mayormente nocturnas (Albanesi et al., 2016). Establecimos tres categorías de actividad, a) lunarfóbicas: especies cuyos registros fueron durante las fases de luna nueva, luna creciente y luna menguante cuando la intensidad lumínica es menor; b) lunarfílicas: especies con registros durante las fases de luna llena, gibosa creciente y gibosa menguante, cuando la intensidad lumínica es mayor; c) indiferentes: especies con un patrón disperso de actividad (Albanesi et al., 2016). Para ubicar una especie dentro de una categoría, debe tener al menos tres registros más que la otra categoría; con menos de tres registros de diferencia se considera indiferente (Albanesi et al., 2016).

## RESULTADOS

Obtuvimos 758 registros independientes de mamíferos con un esfuerzo de 2 135 días-trampa. Esos registros representan una riqueza de 19 especies de mamíferos pertenecientes a 14 familias en siete órdenes (Tabla 1). El orden más representado fue Carnívora (nueve especies), seguido de Rodentia (tres especies). Los órdenes menos representados fueron Cetartiodactyla, Pilosa y Primates con el registro de solo una especie cada uno. Es importante destacar la presencia común de perros domésticos (*Canis lupus familiaris*) en el área de estudio (16 registros, IAR = 0,75). Todas las 19 especies fueron identificadas sin ninguna duda y destacan tres felinos: el león breñero (*Herpailurus yagouaroundi*), el manigordo (*Leopardus pardalis*) y el puma (*Puma concolor*), el saíno (*Pecari tajacu*) y el tepezcuinte (*Cuniculus paca*) (Fig. 2). Estas dos últimas especies son de gran valor cinegético y muy apetecidas por los cazadores. Otras dos especies de mamíferos detectadas en la reserva tienen valor cinegético: el armadillo (*Dasybus novemcinctus*) y el zorro pelón (*Didelphis marsupialis*). El armadillo de zopilote (*Cabassous centralis*), la guatusa (*Dasyprocta punctata*) y la ardilla común (*Sciurus variegatoides*) también son cazadas por la gente para consumo, aunque sólo muy ocasionalmente. La diversidad de los mamíferos de la reserva fue de  $H' = 1,96$ , un valor del índice de Berger-Parker = 0,41 y el estimador de Chao-1 = 20.

Las especies más abundantes fueron *Nasua narica* (IAR = 14,6, N= 312) y *Didelphis marsupialis* (IAR = 6,1, N= 130). Las especies menos frecuentes en fotocapturas fueron *Herpailurus yagouaroundi* y *Procyon lotor* (IAR = 0,05, N= 1) (Tabla 1). Estos dos extremos muestran la gran diferencia que encontramos en el número de fotocapturas para las 19 especies de mamíferos en la reserva (Fig. 3).

Los patrones de actividad de los mamíferos de la reserva fueron los esperados. La mayoría de especies son de actividad nocturna y solo el saíno (*Pecari tajacu*), el pizote (*Nasua narica*) y la guatusa (*Dasyprocta punctata*) son de actividad mayoritariamente diurna (Fig. 4).

**TABLA 1**

Número de registros independientes (RI) de mamíferos medianos y grandes (según orden y familia taxonómica) con su respectivo índice de abundancia relativa (IAR) en la Reserva Sierra Zapote, Abangares, Guanacaste, Costa Rica.

Orden	Familia	Especie	Nombre común	RI	IAR
Carnivora	Canidae	<i>Canis latrans</i>	Coyote	8	0,37
	Mephitidae	<i>Conepatus semistriatus</i>	Zorrillo	16	0,75
		<i>Spilogale angustifrons</i>	Zorrillo manchado	9	0,42
	Mustelidae	<i>Eira barbara</i>	Tolomuco	3	0,14
		<i>Leopardus pardalis</i>	Manigordo	25	1,17
	Felidae	<i>Puma concolor</i>	Puma	4	0,19
		<i>Herpailurus yagouaroundi</i>	León breñero	1	0,05
		<i>Procyon lotor</i>	Mapache	1	0,05
	Procyonidae	<i>Nasua narica</i>	Pizote	312	14,61
		Cebidae	<i>Cebus imitator</i>	Mono carablanca	6
Primates	Dasypodidae	<i>Dasyopus novemcinctus</i>	Cusuco	74	3,47
	Chlamyphoridae	<i>Cabassous centralis</i>	Armadillo zopilote	5	0,23
Cingulata	Tayassuidae	<i>Pecari tajacu</i>	Saíno	19	0,89
Cetart.	Myrmecophagidae	<i>Tamandua mexicana</i>	Oso chaleco	26	1,22
Pilosa	Cuniculidae	<i>Cuniculus paca</i>	Tepezcuinte	6	0,28
	Dasyproctidae	<i>Dasyprocta punctata</i>	Guatusa	79	3,7
		Sciuridae	<i>Sciurus variegatoides</i>	Ardilla	5
Rodentia	Didelphidae	<i>Didelphis marsupialis</i>	Zorro pelón	130	6,09
		<i>Philander vossi</i>	Zorro cuatroojos	26	1,22
Didelph.	Total	<b>14</b>	<b>19</b>	<b>755</b>	

Cetart. = Cetartiodactyla; Didelph. = Didelphimorphia.





**Fig. 2.** Algunas de las especies fotocapturadas en la Reserva Sierra Zapote, Abangares, Guanacaste, Costa Rica: A) *Conepatus semistriatus*, B) *Leopardus pardalis*, C) *Puma concolor*, D) *Eira barbara*, E) *Pecari tajacu*, F) *Cuniculus paca*; G) *Canis latrans*, H) *Herpailurus yagouaroundi*

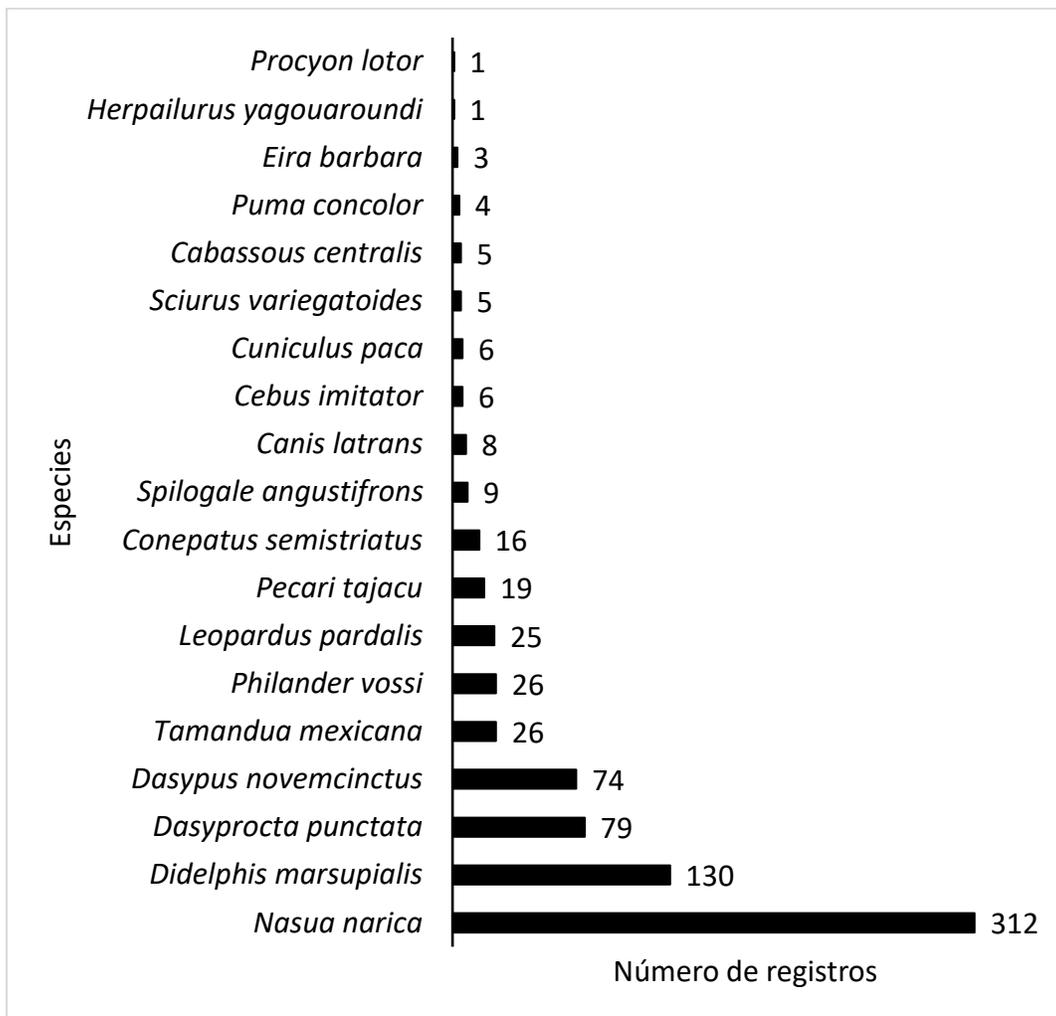


Fig. 3. Número de registros por cada una de las 19 especies de mamíferos medianos y grandes fotocapturados en la Reserva Sierra Zapote, Abangares, Guanacaste, Costa Rica

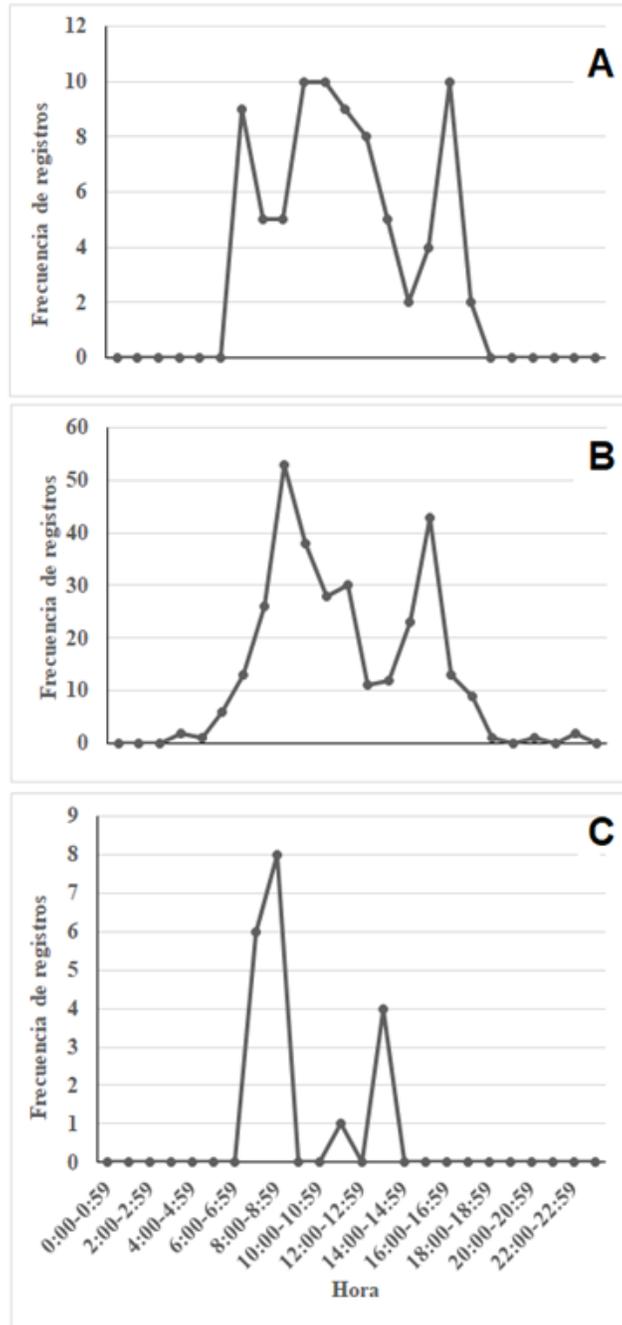


Fig. 4. Patrones de actividad diaria de las tres especies diurnas detectadas en la Reserva Sierra Zapote: A) guatusa (*Dasyprocta punctata*), B) pizote (*Nasua narica*), C) saíno (*Pecari tajacu*). Abangares, Guanacaste, Costa Rica

En las seis especies de hábitos nocturnos o mayormente nocturnos que detectamos en la reserva hay una cierta tendencia a más actividad cuando no hay luna en cuatro de ellas, mientras que en dos casos la tendencia a más actividad cuando hay luna (Fig. 5). Sin embargo, estas tendencias no tienen significancia estadística ( $X^2 = 8,4$ , g.l. = 5,  $p = 0,13$ ). *Dasyprocta novemcinctus* y *Tamandua mexicana* tuvieron mayor actividad cuando la intensidad lumínica fue menor (lunarfóbicas). *Didelphis marsupialis* y *Philander vossi* estuvieron más activos cuando la intensidad lumínica fue mayor (lunarfílicas). Por su lado, *Leopardus pardalis* y *Conepatus semistriatus*

presentaron hábitos catamerales de actividad (Fig. 5).

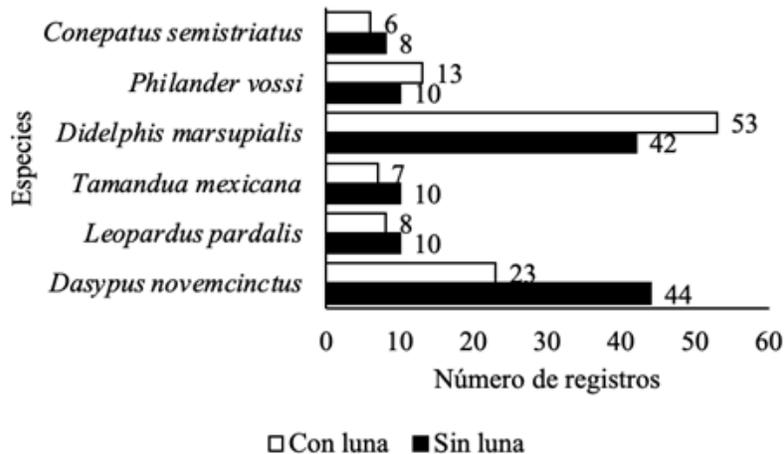


Fig. 5. Número de registros según la fase lunar de seis especies nocturnas fotocapturadas en la Reserva Biológica Sierra Zapote, Abangares, Guanacaste

## DISCUSIÓN

La riqueza de mamíferos medianos y grandes de 19 especies en la RSZ es comparativamente alta. En la Reserva Biológica Alberto Manuel Brenes (ReBAMB) en San Ramón, más de 100 veces más grande, se encontraron 20 especies con la misma técnica de fototrampeo (Cartín-Núñez, 2021), aunque con menos días trampa (2 135 días-trampa vs 1 281 días-trampa). No obstante, con un esfuerzo de muestreo de 1 393 días-trampa, se registraron 17 especies de mamíferos en un solo sector de esa reserva (Sánchez et al., 2019). De igual manera, el índice de diversidad  $H' = 1,96$  para la RSZ parece mayor al de la ReBAMB de  $H' = 1,79$  (Sánchez et al., 2019), aunque para comprobarlo se requiere un análisis estadístico comparativo apropiado (no contamos con los datos crudos de ambos trabajos para realizarlo). Además, el mono aullador (*Alouatta palliata*) y el puerco espín (*Coendou mexicanus*) son dos de las especies de mamíferos que hemos observado en la RSZ, sin embargo, no las registramos con las cámaras trampa en el periodo de nuestro estudio. Estas dos especies son arborícolas por lo que la técnica de fototrampeo no las detectó. Es posible que de igual manera otras especies no fueran detectadas por las cámaras trampa durante el estudio, por lo que la riqueza de especies de mamíferos de la reserva es mayor a la que reportamos aquí. No obstante, el valor de Chao-1 = 20 indica que quedaron pocas especies por detectar en nuestro trabajo en la RSZ. Así, la diversidad de mamíferos en la reserva es comparativamente alta ( $H' = 1,96$ ), lo cual se ratifica con un valor relativamente bajo del índice de Berger-Parker = 0,41 ya que al ser este índice un valor de dominancia un aumento indica una disminución de la diversidad (Magurran, 1988). Al ser el  $H'$  un índice de heterogeneidad disminuye con la alta abundancia de algunas especies. Los elevados registros de *Nasua narica*, *Didelphis marsupialis*, *Dasypus novemcinctus* y *Dasyprocta punctata* (Cuadro 1), podrían deberse a que son especies muy comunes y de hábitos generalistas (Mora, 2000). Estas especies ocupan también hábitats abiertos por lo que se mueven tanto dentro como fuera de la reserva por lo que su detección es fácil con la técnica de fototrampeo.

De las 19 especies detectadas en la reserva con el fototrampeo destacan los cinco registros de *Cabassous centralis* ya que es una especie poco común y de la que hay poca información documentada a lo largo de su distribución (Marín et al., 2021). Sin embargo, desde el punto de vista de funcionalidad ecológica más destacable aún es la presencia del puma, una especie que requiere de grandes extensiones de hábitat y suficiente disponibilidad de presas para sobrevivir (Crawshaw & Quigley, 2002). Esta especie es considerada un indicador de la buena salud de un ecosistema

(Cortés-Marcial & Briones-Salas, 2014; Arroyo et al., 2016). Su registro en la reserva podría ser un indicativo de la buena marcha del proceso de restauración del bosque de la reserva. Hay que tomar en cuenta que además del puma, registramos dos felinos más, el manigordo y el león breñero, que junto a seis carnívoros más (Orden Carnivora, Tabla 1), forman un gremio de nueve carnívoros de gran impacto ecológico. Sostener un gremio como este implica que las condiciones ecológicas de la reserva permiten la existencia de suficientes presas para sostenerlo. La presencia común de *Nasua narica*, *Didelphis marsupialis*, *Dasyopus novemcinctus* y *Dasyprocta punctata* es un indicador de este equilibrio ecológico. Además, como complemento, aparte de ser presas, estas especies juegan papeles ecológicos de gran importancia para la dinámica y equilibrio de los ecosistemas como aireación del suelo, dispersión de semillas y depredación de presas menores como invertebrados (Mora, 2000; Lacher Jr. et al., 2019). No obstante, la presencia de perros y otros animales domésticos puede influir de forma negativa en los ecosistemas naturales, dado que pueden interactuar como posibles depredadores, competidores y como vectores de enfermedades (Vanak & Gomper 2009; Almeida, 2019). Por ejemplo, la presencia de perros domésticos puede disminuir o desplazar a los carnívoros nativos por competencia (Zapata-Ríos & Branch, 2018), pero igual podrían influir en la ausencia o baja presencia de otras especies de mamíferos.

Es notoria la ausencia del venado (*Odocoileus virginianus*) en las fotocapturas de la RSZ. Esta especie es común en el noroeste de Costa Rica, en particular en áreas abiertas y bordes de bosques (Rodríguez-Ramírez & Mora, 2022). Aun así, si fotocapturamos al coyote (Tabla 1), una especie de hábitos similares a los del venado (Mora, 2000). Es posible que los puntos de ubicación de las cámaras influyeran en la no obtención de fotos de venados, sin embargo, tampoco observamos esta especie durante nuestras visitas a la RSZ. El venado es una de las presas favoritas de los cazadores humanos en Costa Rica y este factor podría ser lo que está incidiendo en la RSZ. Dos especies adicionales que merecen atención particular son el saíno y el tepezcuinte ya que son especies de gran valor cinegético y son muy apreciadas y perseguidas también por los cazadores (Mora, 2000). En este sentido su presencia en la reserva es de gran significado y quizás por sus hábitos estén siendo menos afectadas por la cacería; por ejemplo, los tepezcuintes son nocturnos, en general y en la reserva en particular según nuestras observaciones.

Los patrones de actividad de los mamíferos que registramos en la reserva se ajustan a lo esperado. La mayoría de especies son de actividad nocturna y solo tres especies son de actividad diurna. El pizote es de hábitos mayormente diurnos (Reid, 2009), pero nosotros obtuvimos cuatro registros de actividad nocturna (Fig. 4). No obstante, se sabe que los pizotes machos solitarios pueden estar activos de noche a diferencia de los pizotes gregarios (Valenzuela, 2002). Por su parte, la guatusa ha sido categorizada como catemeral y diurno-crepuscular (Albanesi et al., 2016; Arroyo-Arce et al., 2016). Con nuestros registros la catalogamos como mayormente diurna, coincidente con estudios similares (Vargas-Machuca et al., 2014; Encalada, 2018). El saíno presentó picos de actividad en la mañana en la reserva (de 0600h a 0900h, Fig. 5). El tamandúa es típicamente catemeral pues en la misma localidad hay individuos activos de día mientras otros están activos de noche (Reid 2009). En la RSZ el tamandúa fue mayormente nocturna, al igual que en otras localidades (Cortés-Marcial & Briones-Salas, 2014; Arroyo-Arce et al., 2017; Guzmán, 2017; Hernández et al., 2018; Sánchez et al., 2019), aunque acá detectamos un registro a las 0900h y la especie inició su actividad a las 1600h. Por su parte, el armadillo es una especie principalmente nocturna, aunque a veces se observa activa de día (Reid, 2009). Algunos estudios han mostrado su actividad nocturna (Vargas-Machuca et al., 2014; Buenrostro-Silva et al., 2015) o mayormente nocturna (Arroyo-Arce et al., 2016; Hernández et al., 2018; Almeida, 2019). En la reserva el armadillo estuvo activo de noche (desde las 1800h), pero con un registro de actividad entre las 0800 y las 0900h.



A pesar de su actividad nocturna, la actividad de algunas especies depende de la fase lunar y son catalogadas como lunarfílicas si están activas cuando hay luna o lunarfóbicas si están activas cuando no hay luna (Albanesi et al., 2016). La actividad de seis especies analizadas en la reserva fue muy similar en las diferentes fases lunares (Fig. 5). No obstante, la tendencia fue hacia un comportamiento lunarfóbico, aunque los dos marsupiales, *Phillander vossi* y, en particular, *Didelphis marsupialis*, tuvieron más registros lunarfílicos, aunque la diferencia no fue estadísticamente significativa. El comportamiento lunarfóbico ha sido relacionado a una posible estrategia para la evasión de depredadores (Guzmán, 2017). Al haber menor intensidad lumínica de la luna podría facilitar a algunas especies pasar desapercibidas y así, evitar ser depredados (Guzmán, 2017). Este dato podría tener, además, implicaciones para la conservación. Los cazadores humanos también utilizan las fases lunares para conseguir más presas (Briones et al., 2015; Mera et al., 2017).

La RSZ es una reserva pequeña en proceso de restauración ecológica que, sin embargo, alberga una alta diversidad de MGM. Los bosques secundarios del Trópico tienden a tener mayor densidad de producción de frutos (Chinchilla, 2009). Los frutos y las semillas son fuentes alimentarias importantes para varios mamíferos. Entre los mamíferos de la reserva es particularmente notorio un gremio de carnívoros (Carnívora) de nueve especies, aunque algunas de estas como el coyote y el pizote tienen hábitos alimentarios que incluyen materia vegetal (Mora, 2000). También sobresalen cuatro especies de valor cinegético y que comúnmente la gente suele cazar, incluidas el saíno y el tepezcuinte que son dos de las especies más buscadas por los cazadores en Costa Rica. Además, otras tres especies son cazadas ocasionalmente por la gente.

La fuerte presión de caza sobre el saíno y el tepezcuinte son un problema para su conservación en general (Rodríguez-H. et al., 2002) y podría serlo para el proceso de restauración ecológica de la RSZ en particular. Aunque no tenemos datos sobre cacería en la RSZ sabemos que si la hay en la finca Cerritos del SINAC que está a solo 2km aproximadamente de la RSZ. El saíno y el tepezcuinte son presas importantes para el puma, pero sobre todo para el jaguar (*Panthera onca*) que, aunque no se ha detectado en la reserva se ha recuperado poblacionalmente en varios sitios del país (Montalvo et al., 2015). La eliminación de tepezcuintes de un sitio podría producir efectos asociados como la disminución de la diversidad y supervivencia de especies vegetales ya que son dispersores claves (Martínez-Ceceñas et al., 2018). También el zorro pelón, el armadillo y la ardilla común son presas de los carnívoros presentes en la RSZ, por lo que su eliminación por cacería humana significa la disminución de presas disponibles. La falta de registros del venado en la RSZ durante nuestro estudio podría ser un indicativo de cacería, aunque hay argumentos ecológicos que podrían explicar su ausencia.

Las especies cinegéticas son parte de la biomasa total de la reserva por lo que son parte de las redes alimentarias cuya complejidad refleja el estado de conservación de un ecosistema. El remover esta biomasa sin un plan de manejo adecuado atenta contra el funcionamiento del ecosistema, en particular de áreas que están en proceso de restauración ecológica. Una baja riqueza de especies en paisajes fragmentados puede modificar más que solo la estructura del bosque y la diversidad de especies (Chinchilla, 2009). Varios mamíferos de valor cinegético son frugívoros y cumplen funciones ecológicas muy importante en la regeneración y restauración de los bosques (Wang et al., 2007; Wright et al., 2000). Una meta que podría plantearse para la RSZ es conservar a largo plazo una alta abundancia de presas para los carnívoros y que a la vez cumplen funciones ecológicas varias como la dispersión de semillas. Estas presas incluyen a las especies cinegéticas mencionadas, ya sea poco utilizadas como la guatusa o muy perseguidas como el tepezcuinte. La abundancia de estos mamíferos determinará la permanencia de los carnívoros, en especial el puma y el manigordo que están en la parte alta de la pirámide alimentaria. Esto se podría lograr, al menos en parte, con vigilancia y control en la RSZ y un programa de educación ambiental en la zona de influencia de la reserva. Cuando los recursos alimentarios son abundantes, es posible que haya



mayor traslape entre especies, inclusive una interacción mayor entre los depredadores y las presas (Silva-Pereira et al., 2011). En un área en restauración estas interacciones son clave, al igual que lo son las interacciones planta-animal tales como la herbivoría, la frugivoría, la polinización, la dispersión de semillas, el pisoteo de plántulas y la depredación de semillas entre varias otras (Chinchilla, 2009). Depredadores y presas proveerán a la reserva de funciones y servicios ecosistémicos indispensables en el proceso de restauración ecológica.

## AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Emmanuel Rodríguez, Alejandro Imbert, Elena Morera, Diego Coto, Karol Leitón, Guillermo Ramírez y funcionarios de la RSZ, por ser parte del proyecto y brindar apoyo durante los recorridos de campo. A Miguel Ángel Jiménez por crear y fomentar la conservación en la Reserva Sierra Zapote. La reserva nos proveyó el hospedaje durante la realización del proyecto. Agradecemos a dos revisores anónimos por sus correcciones y sugerencias para mejorar el trabajo. LIL agradece a Daniel Tobías de la Unidad de Ciencias Básicas y a Uriel Rojas de ITA, Sede Atenas, UTN, por el tiempo provisto para trabajar en esta publicación. JMM agradece a Emilce Rivera, directora de GEC, Sede Central, Universidad Técnica Nacional (UTN), su constante apoyo académico y tiempo brindado para la elaboración de este trabajo.

## ÉTICA, CONFLICTO DE INTERESES Y DECLARACIÓN DE FINANCIAMIENTO

Declaramos haber cumplido con todos los requisitos éticos y legales pertinentes, tanto durante el estudio como en la preparación de este documento; que no hay conflictos de interés de ningún tipo, y que todas las fuentes financieras se detallan plena y claramente en la sección de agradecimientos. Asimismo, estamos de acuerdo con la versión editada final de esta publicación. El respectivo documento legal firmado se encuentra en los archivos de la revista.

La declaración de contribución de cada autor es la siguiente: P.M. y A.V.C.: Diseño del estudio, recolección y análisis de datos. L.I.L. y J.M.M.: Preparación de figuras y análisis de datos. P.M. y J.M.M.: preparación del manuscrito. Todos los coautores: edición y aprobación final del manuscrito.

## REFERENCIAS

- Albanesi, S. A., Jayat, J. P., & Brown, A. D. (2016). Patrones de actividad de mamíferos de medio y gran porte en el pedemonte de yungas del noroeste argentino. *Mastozoología Neotropical*, 23(2), 335-358.
- Almeida, S. (2019). *Diversidad y patrones de actividad de mamíferos terrestres medianos y grandes del bosque protector Selva Viva, cantón Tena, Napo, Ecuador* [Tesis de licenciatura, Universidad Central del Ecuador]. <http://www.dspace.uce.edu.ec/bitstream/25000/17776/3/T-UCE-0016-CBI-010.pdf>
- Arroyo-Arce, S., Thomson, I., & Salom-Pérez, R. (2016). Relative abundance and activity patterns of terrestrial mammalian species in Barra del Colorado Wildlife Refuge, Costa Rica. *Cuadernos de Investigación UNED*, 8(2), 131-137. <https://doi.org/10.22458/urj.v8i2.1551>
- Arroyo-Arce, S., Thomson, I., Fernández, C., & Salom-Pérez, R. (2017). Relative abundance and activity patterns of terrestrial mammals in Pacuare Nature Reserve, Costa Rica. *Cuadernos de Investigación UNED*, 9(1), 15-21. <https://doi.org/10.22458/urj.v9i1.1673>
- Beca, G., Valentine, L. E., Galetti, M., & Hobbs, R. J. (2022). Ecosystem roles and conservation status of bioturbator mammals. *Mammal Review*, 52(2), 192-207. <https://doi.org/10.1111/mam.12269>



- Briones, C., Soto, A. F., & de Castro, J. M. B. (2015). *Orígenes: el universo, la vida, los humanos*. Editorial Planeta S. A.
- Buenrostro-Silva, A., Pérez, D. S., & García-Grajales, J. (2015). Mamíferos carnívoros del parque Nacional Lagunas de Chacahua, Oaxaca, México: Riqueza, abundancia y patrones de actividad. *Revista Mexicana de Mastozoología*, 5(2), 39-54. <https://doi.org/10.22201/ie.20074484e.2015.5.2.209>
- Caro, T. (2003). Umbrella species: critique and lessons from East Africa. *Animal Conservation*, 6(2), 171-181. <https://doi.org/10.1017/s1367943003003214>
- Cartín-Núñez, M. (2021). Mamíferos terrestres de la Reserva Biológica Alberto Manuel Brenes, Costa Rica, durante el período 2009-2012. *InterSedes*, 22(45), 20-36. <https://doi.org/10.15517/isucr.v22i45.47084>
- Caruso, T., Pigino, G., Bernini, F., Bargagli, R., & Migliorini, M. (2007). The Berger-Parker index as an effective tool for monitoring the biodiversity of disturbed soils: a case study on Mediterranean oribatid (Acari: Oribatida) assemblages. *Biodiversity Conservation*, 16, 3277-3285. <https://doi.org/10.1007/s10531-006-9137-3>
- Ceballos, G., Ehrlich, P. R., Soberón, J., Salazar, I., & Fay, J. P. (2005). Global mammal conservation: what must we manage? *Science*, 309(5734), 603-607. <https://doi.org/10.1126/science.1114015>
- Chase, J. M., Blowes, S. A., Knight, T. M., Gerstner, K., & May, F. (2020). Ecosystem decay exacerbates biodiversity loss with habitat loss. *Nature*, 584(7820), 238-243. <https://doi.org/10.1038/s41586-020-2531-2>
- Chinchilla, F. A. (2009). Seed predation by mammals in forest fragments in Monteverde, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 57(3), 865-877.
- Cortés-Marcial, M., & Briones-Salas, M. (2014). Diversidad, abundancia relativa y patrones de actividad de mamíferos medianos y grandes en una selva seca del Istmo de Tehuantepec, Oaxaca, México. *Revista de Biología Tropical*, 62(4), 1433-1448. <https://doi.org/10.15517/rbt.v62i4.13285>
- Crawshaw Jr, P., & Quigley, H. (2002). Hábitos alimentarios del jaguar y el puma en el Pantanal, Brasil, con implicaciones para su manejo y conservación. In R. A. Medellín, C. Equihua, C. L. B. Chetkiewicz, P. G. Crawshaw Jr., A. Rabinowitz, K. H. Redford, J. G. Robinson, E. W. Sanderson & A. B. Taber (Eds). *El jaguar en el nuevo milenio* (pp. 223-235). Fondo de Cultura Económica.
- Cruz-Bazán, E. J., Pech-Canché, J. M., & Cimé-Pool, J. A. (2017). Diversidad de mamíferos terrestres en un área privada de conservación en México. *Ecosistemas y Recursos Agropecuarios*, 4(10), 123-133. <https://doi.org/10.19136/era.a4n10.956>
- Cruz-Jácome, O., López-Tello, E., Delfín-Alfonso, C. A., & Mandujano, S. (2015). Riqueza y abundancia relativa de mamíferos medianos y grandes en una localidad en la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán, Oaxaca, México. *Therya*, 6(2), 435-448. <https://doi.org/10.12933/therya-15-277>
- Cusack, J., Dickman, A., Rowcliffe, J., Carbone, C., Macdonald, D., & Coulson, T. (2015). Random versus game trail-based camera trap placement strategy for monitoring terrestrial mammal communities. *PLoS ONE*, 10(5), e0126373. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0126373>
- de la Torre, S., Yépez, P., & Payaguaje, H. (2012). Efectos de la deforestación y la fragmentación sobre la fauna de mamíferos terrestres y en los bosques de varzea de la Amazonia norte del Ecuador. *Avances en Ciencias e Ingenierías*, 4(2): B39-B44. <https://doi.org/10.18272/aci.v4i2.104>
- Encalada, L. (2018). *Patrones de actividad de mamíferos medianos y grandes de la Reserva Biológica Uyuca, mediante el fototrampeo* [Tesis de licenciatura, Escuela Agrícola Panamericana Zamorano]. <https://bit.ly/3pdXvfr>
- García, R. (2002). *Biología de la conservación*. Instituto Nacional de Biodiversidad.
- Guzmán, D. (2017). *Fototrampeo de mamíferos de la zona sujeta a conservación ecológica finca Santa Ana, Chiapas* [Tesis de maestría, Universidad Autónoma del Estado de México]. <https://bit.ly/3C0iDNO>



- Haddad, N. M., Brudvig, L. A., Clobert, J., Davies, K. F., Gonzalez, A., Holt, R. D., Lovejoy, T. E., Sexton, J. O., Austin, M. P., Collins, C. D., Cook, W. M., Damschen, E. I., Ewers, R. M., Foster, B. L., Jenkins, C. N., King, A. J., Laurance, W. F., Levey, D. J., Margules, C. R., Melbourne, B. A., ... & Townshend, J. R. (2015). Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science advances*, 1(2), e1500052. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1500052>
- Hernández C., Chávez, C., & List, R. (2018). Diversidad y patrones de actividad de mamíferos medianos y grandes en la Reserva de la Biosfera La Encrucijada, Chiapas, México. *Biología Tropical*, 66(2), 634-646. <https://doi.org/10.15517/rbt.v66i2.33395>
- Hoang, N. T., & Kanemoto, K. (2021). Mapping the deforestation footprint of nations reveals growing threat to tropical forests. *Nature Ecology & Evolution*, 5(6), 845-853. <https://doi.org/10.1038/s41559-021-01417-z>
- Holdridge, L. R. (1967). *Life zone ecology*. Tropical Science Center.
- Horváth, Z., Ptačnik, R., Vad, C. F., & Chase, J. M. (2019). Habitat loss over six decades accelerates regional and local biodiversity loss via changing landscape connectance. *Ecology letters*, 22(6), 1019-1027. <https://doi.org/10.1111/ele.13260>
- Kay, S., & Du Croz, T. (2008). *Sun Times (Version 7.1)*. <http://www.apl72.dsl.pipex.com/suntimes.htm>
- Jones, K. R., Venter, O., Fuller, R. A., Allan, J. R., Maxwell, S. L., Negret, P. J., & Watson, J. E. (2018). One-third of global protected land is under intense human pressure. *Science*, 360(6390), 788-791. <https://doi.org/10.1126/science.aap9565>
- Lacher Jr, T. E., Davidson, A. D., Fleming, T. H., Gómez-Ruiz, E. P., McCracken, G. F., Owen-Smith, N., Peres, C. A., & Vander Wall, S. B. (2019). The functional roles of mammals in ecosystems. *Journal of Mammalogy*, 100(3), 942-964. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyy183>
- Lira-Torres, I., & Briones-Salas, M. (2012). Abundancia relativa y patrones de actividad de los mamíferos de los Chimalapas, Oaxaca, México. *Acta zoológica mexicana*, 28(3), 566-585. <https://doi.org/10.21829/azm.2012.283859>
- Maffei, L., Cuellar, E., & Noss, A. (2002). Uso de trampas-cámara para la evaluación de mamíferos en el ecotono Chaco-Chiquitania. *Revista boliviana de ecología y conservación ambiental*, 11, 55-65.
- Magurran, A. E. (1988). *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press.
- Marín, P., Mora, J. M., López, L. I., Arrieta, J. A. P., Rodríguez, M. A., Cambrónero, A. V., & Arias, I. (2021). New records on the distribution and habitat of the northern naked-tailed armadillo, *Cabassous centralis* (Mammalia, Cingulata, Chlamyphoridae) in Costa Rica. *Neotropical Biology and Conservation*, 16(3), 451-460. <https://doi.org/10.3897/neotropical.16.e67969>
- Martínez-Ceceñas, Y., Naranjo, E. J., Hénaut, Y., & Carrillo-Reyes, A. (2018). Ecología alimentaria del tepezcuintle (*Cuniculus paca*) en áreas conservadas y transformadas de la Selva Lacandona, Chiapas, México. *Revista mexicana de biodiversidad*, 89(2), 507-515. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2018.2.2127>
- Mera, R., Artieda, J., Muñoz, M., & Viamonte, K. R. (2017). Influencia lunar en cultivos, animales y ser humano. *Revista de Ciencia, Tecnología e Innovación*, 4(1), 37-47.
- Mills, D., Fattebert, J., Hunter, L., & Slotow, R. (2019) Maximising camera trap data: Using attractants to improve detection of elusive species in multi-species surveys. *PLoS ONE* 14(5), e0216447. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0216447>
- Monroy-Vilchis, O., Rodríguez-Soto, C. Zarco-González, M., & Urios, V. (2009). Cougar and jaguar habitat use and activity patterns in central Mexico. *Animal Biology*, 59(2), 145-157. <https://doi.org/10.1163/157075609x437673>



- Monroy-Vilchis, O., Zarco-González, M., Rodríguez-Soto, C., Soria-Díaz, L., & Urios, V. (2011). Fototrampeo de mamíferos en la Sierra Nanchititla, México: abundancia relativa y patrón de actividad. *Revista de Biología Tropical*, 59(1), 373-383. <https://doi.org/10.15517/rbt.v59i1.3206>
- Montalvo, V., Sáenz, C., Ramírez, S., & Carrillo, E. (2015). Abundancia del jaguar (*Panthera onca*), otros felinos y sus presas potenciales en el Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica. *Cuadernos de Investigación UNED*, 7(2), 305-311.
- Mora, J. M. 2000. *Los mamíferos silvestres de Costa Rica*. Editorial Universidad Estatal a Distancia.
- Moreno, C. (2001). *Métodos para medir la biodiversidad*. CYTED, ORCYT/UNESCO y SEA.
- Ortiz-Malavasi, E. (2014). *Atlas digital de Costa Rica*. Instituto Tecnológico de Costa Rica.
- Pimm, S. L., Jenkins, C. N., & Li, B. V. (2018). How to protect half of Earth to ensure it protects sufficient biodiversity. *Science Advances*, 4(8), eaat2616. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aat2616>
- Pringle, R. M. (2017). Upgrading protected areas to conserve wild biodiversity. *Nature*, 546(7656), 91-99. <https://doi.org/10.1038/nature22902>
- Reid, F. (2009). *A field guide to the mammals of Central America and southeast Mexico*. Oxford University Press.
- Rodríguez-H., B., Chichilla, F. A., & May-Collado, L. J. (2002). Lista de especies, endemismo y conservación de los mamíferos de Costa Rica. *Revista Mexicana de Mastozoología (Nueva Época)*, 6(1), 19-41.
- Rodríguez-Ramírez, M., & Mora, J. M. (2022). Analysis of the male annual antler cycle, reproductive behavior and spotted fawn presence in the tropical white-tailed deer. *THERYA*, 13(2): 143-151. <http://dx.doi.org/10.12933/therya-22-1158>
- Sánchez, R., Brenes, L., Chavarría, K., & Mejías, Y. (2019). Diversidad y patrones de actividad de mamíferos medianos y grandes, en la Reserva Biológica Alberto Manuel Brenes, Alajuela, Costa Rica. *Pensamiento Actual*, 19(33), 175-189. <https://doi.org/10.15517/pa.v19i33.39619>
- Serna-Lagunes, R., Hernández-García, R., Álvarez-Oseguera, L. R., Llerena-Hernández, C., Alavéz-Martínez, N., Vivas-Lindo, R., & Núñez-Pastrana, R. (2019). Diversidad de mamíferos medianos en el Parque Nacional Pico de Orizaba. *Ecosistemas y Recursos Agropecuarios*, 6(18), 423-434. <https://doi.org/10.19136/era.a6n18.2054>
- Sierra, R., Cambronero, A., & Vega, E. (2016). *Patrones y factores de cambio de la cobertura forestal natural de Costa Rica, 1987-2013*. <https://bit.ly/3zM52XX>
- Silva-Pereira, J. E., Moro-Rios, R. F., Bilski, D. R., & Passos, F. C. (2011). Diets of three sympatric Neotropical small cats: Food niche overlap and interspecies differences in prey consumption. *Mammalian Biology*, 76(3), 308-312.
- Tattersall, I. (2006). The concept of cathemerality: history and definition. *Folia primatologica*, 77(1-2), 7-14. <https://doi.org/10.1159/000089692>
- Valenzuela, D. 2002. *Nasua narica* (Merriam 1902). Tejón, coatí. In A. F. Noguera, R. J. Vega, A. A. García & A. M. Quesada (Eds.). *Historia Natural de Chamela* (pp. 407-410). Instituto de Biología.
- Vanak A., & Gompper M. (2009). Dogs *Canis familiaris* as carnivores: their role and function in intraguild competition. *Mammal Review*, 39(4), 265-283. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.2009.00148.x>
- Vargas-Machuca, A., Ramírez-Barajas, P., Tutivén, M., Gómez, L., & Soledispa, Y. (2014). Patrones de actividad de tres especies de mamíferos cinegéticos en remanentes de bosque, Manabí, Ecuador. *Revista Hippocampus*, 4, 3-7.
- Wang, B. C., Sork, V. L., Leong, M. T., & Smith, T. B. (2007). Hunting of mammals reduces seed removal and dispersal of the afro-tropical tree *Antrocaryon klaineianum* (Anacardiaceae). *Biotropica*, 39(3), 340-347. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2007.00275.x>



- Wilkinson, D. A, Marshall, J. C., French, N. P., & Hayman, D. T. S. (2018). Habitat fragmentation, biodiversity loss and the risk of novel infectious disease emergence. *J. Royal Society Interface*, 15(149), 20180403. <http://dx.doi.org/10.1098/rsif.2018.0403>
- Wright, S. J., Zeballos, H., Domínguez, I., Gallardo, M. M., Moreno, M. C., & Ibáñez, R. (2000). Poachers alter mammal abundance, seed dispersal, and seed predation in a Neotropical forest. *Conservation Biology*, 14(1), 227-239.
- Zapata-Ríos, G., & Branch, L. C. (2018). Mammalian carnivore occupancy is inversely related to presence of domestic dogs in the high Andes of Ecuador. *PLoS ONE*, 13(2), 1-17. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0192346>